

Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne

par Christiane DENYS et Mohammed MAHBOUBI

Résumé. — Un assemblage de pelotes de rapace diurne provenant de Tighenif (Algérie) fait l'objet d'une étude détaillée de ses restes squelettiques. Pour la première fois, sont employées simultanément différentes méthodes de comptage et de description de la représentation, fragmentation, abrasion, teneur en éléments chimiques des os (observations MEB et microsonde électronique). La confrontation des résultats permet de définir certaines caractéristiques de ce type d'assemblage et les effets de la digestion des rapaces diurnes.

Mots-cléfs. — Pelotes de régurgitation. Taphonomie. Rapaces diurnes. Algérie. Micromammifères.

Abstract. — A diurnal raptor pellet assemblage from Tighenif (Algeria) is studied in detail. Several methods, of counting and description of representation, fragmentation, abrasion, chemical alterations (SEM and EDS), are used simultaneously for the first time. The confrontation of the results provides further knowledge of diurnal raptors pellet assemblages and digestion.

Key-words. — Regurgitation pellets. Taphonomy. Diurnal Raptors. Algeria. Micromammals.

C. DENYS, *Lab. Paléontologie, URA 327 du CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution, Case courrier 064, F-34095 Montpellier cedex 05.*

M. MAHBOUBI, *Institut des Sciences de la Terre. Université d'Oran. Algérie.*

INTRODUCTION

Les pelotes de régurgitation de rapaces qui concentrent les restes de microvertébrés sous toutes les latitudes sont fréquemment utilisées pour faire l'inventaire des faunes d'une région. Pour le paléontologue, elles présentent un intérêt supplémentaire par le fait qu'elles constituent souvent un des premiers maillons de la longue chaîne de transformations allant de la mort d'un animal à sa fossilisation. Elles apportent ainsi des éléments précieux pour l'interprétation taphonomique des sites fossilifères. En effet, les pelotes de régurgitation sont un matériel de choix pour étudier les premières étapes des processus de concentration qui mènent à la formation des gisements de micromammifères. Ainsi, selon BRAIN (1981), LEVINSON (1986), les brèches karstiques d'Afrique du Sud qui ont livré des milliers de restes de micromammifères proviendraient d'assemblages de pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes. De semblables hypothèses ont été formulées par de nombreux auteurs pour expliquer l'origine des sites fossilifères où les micromammifères sont très abondants.

L'étude des assemblages de pelotes de régurgitation à des fins taphonomiques est plutôt récente. Les auteurs se sont initialement intéressés à leur composition faunique. Quelques travaux ont montré l'existence de pertes, de fragmentation et d'abrasion diverses des éléments squelettiques (MAYHEW, 1977; RACZYNSKI & RUPRECHT, 1974). Ce n'est qu'à partir de DODSON & WEXLAR (1979), KORTH (1980), qu'une méthode quantitative a été élaborée pour estimer les pertes osseuses et le degré de fragmentation induits par la digestion. Ces auteurs ont cherché à déterminer des critères macroscopiques permettant de déceler dans un assemblage de microfossiles, une origine liée à des concentrations de pelotes de rapaces nocturnes, par opposition à une origine fluviale. Cette méthodologie fut par la suite appliquée aux ossements contenus dans les déjections de mammifères carnivores (ANDREWS & EVANS, 1983). Puis, DENYS (1985, 1986) a abordé la recherche de critères microscopiques (au moyen du microscope électronique à balayage ou MEB), pour définir l'usure des surfaces osseuses liées à la digestion. L'ensemble de ces travaux portent en majorité sur des assemblages de pelotes de rapaces nocturnes. Un ouvrage synthétique d'ANDREWS (1990) applique ces différents critères sur une collection importante de pelotes de rapaces nocturnes, mais aussi sur quelques pelotes de rapaces diurnes et sur des déjections de carnivores. Cet auteur introduit des critères supplémentaires basés sur des rapports de représentations entre différents types d'os. ANDREWS (1990) insiste aussi sur l'emploi des critères microscopiques de la surface des éléments squelettiques. Finalement, DAUPHIN *et al.* (1989) ont fourni des caractères d'ordre quantitatif grâce à la microanalyse localisée en EDS, cette méthode permettant de mesurer les variations de teneurs en éléments chimiques induites par la digestion tant sur les os que sur les dents.

Aucun de ces travaux n'a jusqu'à présent proposé la confrontation des données microscopiques et macroscopiques afin de déterminer leurs relations et leur valeur propre. De plus, le matériel étudié était exclusivement composé d'assemblages de pelotes d'Europe, d'Afrique orientale et australe. Or, DAUPHIN *et al.* (1989) ont montré qu'il existait des différences importantes de composition chimique des os d'un site à l'autre; il devenait donc nécessaire d'élargir les analyses à des assemblages de pelotes d'origine géographique variée et à différents types de prédateurs. L'attention s'est donc portée sur des assemblages de pelotes de rapaces diurnes qui sont parmi les moins bien connus, et pour les zones géographiques les moins explorées de ce point de vue on trouve l'Afrique du Nord. En effet, cette région a livré un très grand nombre de collections de pelotes de rapaces nocturnes bien étudiées sur le plan de la composition faunique (CRAMP, 1985; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1980) mais pas sur le plan de la représentation squelettique. En ce qui concerne le régime alimentaire des rapaces diurnes du Maghreb et du Moyen-Orient, il y a très peu de données et aucune connue sur les restes osseux (CRAMPS & SIMMONS, 1979; GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.*, 1971; HARTLEY, 1946; HEIM DE BALSAC & MAYAUD, 1962). Outre l'enrichissement des connaissances de ce type d'assemblage, l'emploi simultané de différentes méthodes d'analyse devrait permettre pour la première fois de confronter les données qualitatives et quantitatives, conjointement sur le plan macro- et microscopique. Ceci devrait fournir des résultats permettant d'approfondir les modalités de la digestion et, à plus long terme, de la fossilisation des restes de microvertébrés et d'évaluer l'importance relative de chacun de ces critères.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Matériel

Quatre pelotes de petite taille ont été récoltées au pied d'une falaise de 6 à 8 m de haut dans la carrière de Tighenif (Algérie), sur les lieux des anciennes fouilles archéologiques. Ce site est situé par 35°23' N, 00°20' E dans la zone méditerranéenne de l'Algérie. Les ossements assez peu nombreux étaient dispersés dans un agglomérat de poils très abondants. Les rapaces diurnes sont connus sur ce site mais n'ont pu être identifiés de façon précise. A l'examen, les boulettes de petite taille (4-5 cm de long) s'identifient à celles de faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) (NICOLAU-GUILLAUMET, CRBPO Paris, comm. pers.). Ces pelotes sont conservées dans les collections du Département Mammifères & Oiseaux du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

2. Méthodes

Les pelotes, dont deux intactes seulement, étaient assez difficiles à préparer. Elles ont été désagrégées dans de l'eau sans adjonction de produits chimiques. Ensuite à l'aide de pinces à dissection et d'une loupe binoculaire, les éléments squelettiques ont été triés en veillant à ne pas induire ni surfragmentation ni perte de matériel osseux.

Le pourcentage de représentation moyen a été calculé suivant la formule de DODSON & WEXLAR (1979).

$$PR_{os} = \frac{\text{Fréquence observée}}{\text{Fréquence théorique}} \times NMI$$

(PR_{os}) : Pourcentage de représentation de chaque élément squelettique. Fréquence observée : nombre de chaque élément squelettique présent dans les pelotes. Fréquence théorique : nombre calculé d'éléments squelettiques en fonction du nombre minimal d'individus estimés dans la pelote (NMI).

Ainsi, en théorie, si l'on part de l'hypothèse que tous les individus sont conservés entièrement, les fréquences théoriques pour un individu souris sont de : 1 crâne, 2 hémimandibules, 4 incisives, 12 molaires, 2 (fémurs, humérus, radius, ulna, tibia-fibula, scapula, pelvis, astragales, calcanei), 1 sacrum, 54 vertèbres, 24 métapodes, 54 phalanges, 24 côtes. Le pourcentage de représentation moyen est obtenu en faisant la moyenne des différents pourcentages obtenus par élément osseux. ANDREWS (1990) distingue le pourcentage moyen total de celui incluant les dents isolées, ce que nous avons également fait ici.

Des rapports significatifs des proportions des os longs ont été calculés suivant ANDREWS (1990). Il s'agit des rapports suivants :

$$PR1 = \frac{\text{Fémur} + \text{Tibia}}{\text{Mandibule} + \text{Maxillaire}}$$

$$PR2 = \frac{\text{Tibia} + \text{Radius}}{\text{Fémur} + \text{Humérus}}$$

Ces deux rapports ont été choisis car il semble que la proportion élevée des os longs soit une caractéristique des assemblages de certaines pelotes de rapaces nocturnes (ANDREWS, 1990).

Le pourcentage de fragmentation calcule le rapport du nombre d'os fragmentés sur le nombre d'os intacts (DODSON & WEXLAR, 1979). Ayant observé que les mandibules montrent des fractures préférentielles en fonction du degré de digestion, DENYS (1986) avait défini des catégories types de fractures de ces éléments squelettiques pour l'assemblage fossile de Laetoli (Tanzanie). ANDREWS (1990) définit à son tour quatre catégories de fragmentation (notées de A à D) en fonction de la préservation des éléments articulaires et des molaires conservées.

Les surfaces osseuses sélectionnées pour l'analyse microscopique ont été métallisées par sputtering à l'or et photographiées sur un MEB Jeol JSM S1 (Paris VI). Les surfaces dentaires ont été photographiées au moyen d'un MEB Jeol 35 à Montpellier (USTL). Les teneurs en éléments chimiques ont été mesurées au moyen de l'analyse localisée par spectrométrie dispersive en énergie (EDS) (DAUPHIN *et al.*, 1988). Le système LINK AN 10000, couplé à un microscope électronique à balayage SEM 505 Philips (UA 723 du CNRS, Université Paris XI Orsay) utilisant le programme ZPB (surfaces rugueuses), est bien adapté à l'étude localisée. Les échantillons sont inclus dans une résine (Scandiplast) puis polis à la pâte diamantée, avant d'être soumis à une légère attaque acide (acide formique 5 %, 5 à 10 secondes). Cette attaque permet de révéler les détails microstructuraux et facilite le choix des zones à analyser en fonction de leur structure. Les échantillons sont ensuite recouverts d'une mince couche de carbone. Le temps de comptage est de 30s, le diamètre du faisceau étant de 200 nm et la tension de 15 KV. Le standard est un cobalt. Outre les éléments majeurs (Ca et P) qui entrent dans la composition des éléments squelettiques, Mg, Na, S, Fe, Sr, Cl et Zn ont été dosés.

OBSERVATIONS

1. Représentation

L'examen de la représentation des éléments osseux montre une forte proportion de restes d'oiseaux par rapport aux mammifères. Ce sont les restes de mammifères qui ont fait l'objet d'études plus poussées. On compte deux individus mammifères par pelote, les proies capturées appartenant à *Mus* sp., *Rattus* sp. et à un Soricidae indet. Le pourcentage de représentation moyen calculé pour tous les restes osseux identifiables est, pour un total de quatre mammifères, de 43,6 % (tabl. I). Le pourcentage calculé en excluant les molaires et les incisives isolées est de 46,5 %.

Les os longs sont bien représentés (65 %), avec un pic pour les tibias. Les rapports significatifs des os longs (PR1 et PR2) montrent des valeurs élevées pour les pelotes de Tighenif (PR1 = 220 et PR2 = 100) (tabl. I et II). Les incisives, les molaires, les maxillaires et les mandibules sont faiblement représentées.

TABLEAU I. — Fréquences observées et théoriques de chaque élément osseux retrouvé dans les pelotes de faucon de Tighenif.

Le pourcentage de représentation moyen n'a été calculé qu'à partir de deux pelotes intactes et sur quatre individus. La composition des deux autres pelotes fragmentées risquant de fausser la valeur du pourcentage, elle a été donnée à titre indicatif.

ÉLÉMENT SQUELETTIQUE	PR1 NMI = 2	PR3 NMI = 2	Total NMI = 4	FT NMI = 4	PR %	PR4 frag.	PR2 frag.
Crâne	17		17	4	25		
Humérus	3	2	5	8	62,5	1	
Radius	2	2	4	8	50	2	
Ulna	2	2	4	8	50	1	
Fémur	2	4	6	8	75	3	1
Tibia-Fibula	3	4	7	8	87,5	1	2
Maxillaire	2		2	8	25		
Mandibule	3		3	8	37,5		
Pelvis	2	4	6	8	75	1	2
Scapula	2	2	4	8	50	1	
Vertèbres	34	50	84	216	38,5	9	11
Phalanges	8	25	33	224	14,7	14	8
Métapodes	10	22	32	80	38	2	12
Astragale	1	4	5	8	62,5		2
Calcaneum		3	3	8	37,5		1
Côtes	7	10	17	96	17,7	9	
Molaires	3		3	48	6,25		
Incisives	6		6	6	37,5		

TABLEAU II. — Pourcentages de représentation des éléments squelettiques retrouvés dans les pelotes.

TGF : pelotes de rapace diurne de Tighenif. Abondance relative (tous les éléments du squelette sont comptés); Ab. sans dents (on prend tous les éléments du squelette en enlevant les dents isolées). PR1 = F + H/M + Mx est le rapport des os longs (Fémurs + Humérus) sur la somme des Mandibules et des Maxillaires; PR2 = T + R/F + H est le rapport de la somme des Tibia + Radius sur celle des Fémur + Humérus (d'après ANDREWS, 1990).

PRÉDATEUR	Abondance relative	Ab. sans dents	F + H/M + Mx	T + R/F + H
Chouettes	26,2-63,5	28,5-73,5	60-164	52-105
Rap. diurne	21,1-41,8	17,2-44	33-74	58-62
Carnivores	28-49,3		76-233	25-89
TGF	43,6	46,5	220	100

2. Fragmentation

Le pourcentage de fragmentation n'a pas été calculé en raison du faible nombre d'individus préservés. Les fémurs et les ulnae sont intacts. Mis à part les individus jeunes dont les épiphyses mal soudées se retrouvent à part dans les pelotes, les extrémités articulaires et les crêtes osseuses n'ont pas subi de dommages importants. Il en est de même pour les tibias, avec

la fibula séparée dans deux cas sur sept. Les os les plus fracturés sont le pelvis, la scapula (fig. 1). Les mandibules sont bien conservées et peuvent être assimilées à la catégorie B (ANDREWS, 1990; perte de l'extrémité de l'apophyse angulaire, apophyse coronoïde intacte). Les fractures sont anguleuses à bords amincis en échelle (fig. 1; pl. I, 3).

Il y a peu d'éléments crâniens. Seule une des quatre pelotes contenait des fragments d'os crâniens dispersés, parmi lesquels : 1 frontal de Soricidae, 2 jugaux, 3 bulles tympaniques plus ou moins bien conservées, 2 pariétaux, 2 occipitaux, 1 basisphénoïde, les 2 nasaux encore soudés.

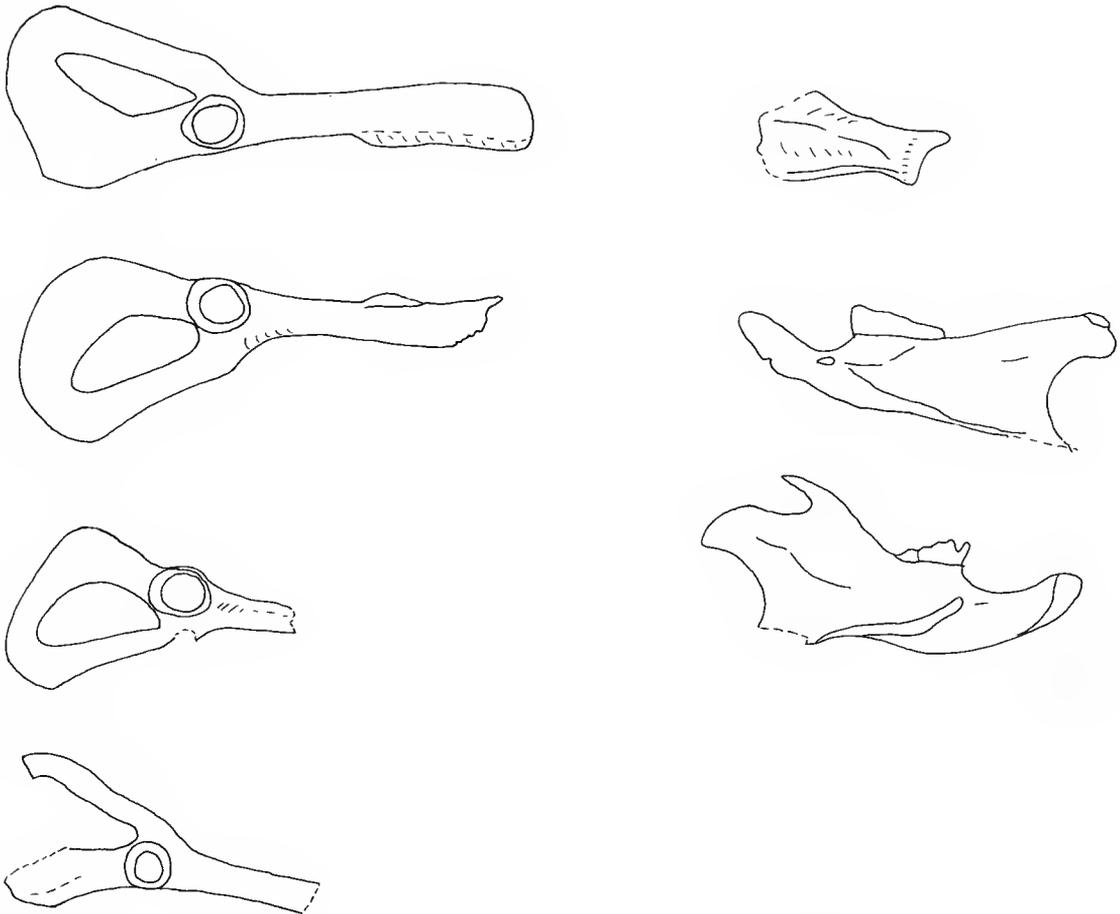


FIG. 1. — Exemples de fracturations typiques des pelvis (à gauche), des mandibules et d'une omoplate de micromammifère (à droite) provenant des pelotes de falconiforme de Tighenif.

3. Abrasion

En ce qui concerne les os longs, la surface des diaphyses présente à l'œil nu un aspect lisse, assez brillant. A grossissements faibles les zones articulaires montrent des régions assez altérées avec des perforations qui peuvent être profondes (pl. I, 1 à 9). Même à fort grossissement, la structure spongieuse reste rarement visible sur les diaphyses (pl. II, 4, 5), ce qui tendrait à montrer que l'os compact n'est que faiblement altéré sur les os longs. On n'observe pratiquement pas de craquelures ou d'écailles de desquamation. Par contre, les régions articulaires montrent une abrasion assez importante avec des perforations profondes notamment dans la région de transition entre diaphyse et épiphyse (pl. I, 4; pl. II, 9; pl. III, 6). Sur les surfaces articulaires, l'os spongieux est mis à nu, laissant voir des aréoles très planes (pl. III, 1 à 8), une surface lisse entre les perforations de grande taille et un réseau de craquelures de petite dimension. On observe toujours de très nombreux poils de petite taille qui restent enchevêtrés dans les perforations ou les fentes (pl. III, 2, 8). L'usure semble être très variable et plus ou moins profonde suivant les spécimens et le type d'os.

Pour les os plats comme la scapula, les hémimandibules, ou pour les vertèbres, les os de la main et du pied, l'usure de l'os compact est plus importante, surtout aux abords des crêtes. Dans les perforations on observe la structure de l'os spongieux (pl. I, 2, 3, 6, 7, 8, 9; pl. II, 3, 6, 7, 8, 9).

Le bord externe des incisives est lisse avec parfois des trous de faible profondeur, laissant entrevoir une structure assez peu caractéristique de l'émail (pl. IV, 1, 2). Le bord interne est usé, les prismes n'étant que très rarement visibles, et on observe à leur surface des cupules d'érosion et des craquelures qui pourraient être d'origine secondaire (pl. IV, 6). Sur un spécimen, la limite entre émail et dentine est marquée par des petites dépressions tubulaires qui rappellent des microorganismes (pl. IV, 7, 8). La dentine est également peu caractéristique (pl. IV, 4, 5). Les molaires sont peu altérées avec un émail lisse et de la dentine assez craquelée (pl. IV, 3).

4. Composition chimique

L'étude des teneurs en éléments chimiques de différentes pelotes de régurgitation (DAUPHIN *et al.*, 1989) a montré de grandes variations locales entre les différentes pelotes tant en fonction de leur origine géographique que des tissus analysés. Ainsi, les pelotes de rapace diurne de Tighenif montrent un rapport P/Ca légèrement affaibli par rapport aux autres pour les os longs. Par contre, l'émail et la dentine des molaires et des incisives sont nettement moins modifiés en ce qui concerne les éléments majeurs (fig. 3; tabl. III). On observe cependant une légère baisse du Mg pour la dentine et l'émail des molaires ainsi que l'émail des incisives. Les Na, Fe, Zn restent stables par rapport aux tissus frais. On observe une légère augmentation du Sr pour la dentine des molaires. Tous les tissus sauf la dentine des incisives sont enrichis en Cl. Les altérations induites par la digestion sont donc variables d'un tissu à l'autre. Dans l'ensemble c'est la dentine des molaires qui semble avoir subi le plus de modifications en éléments chimiques mineurs.

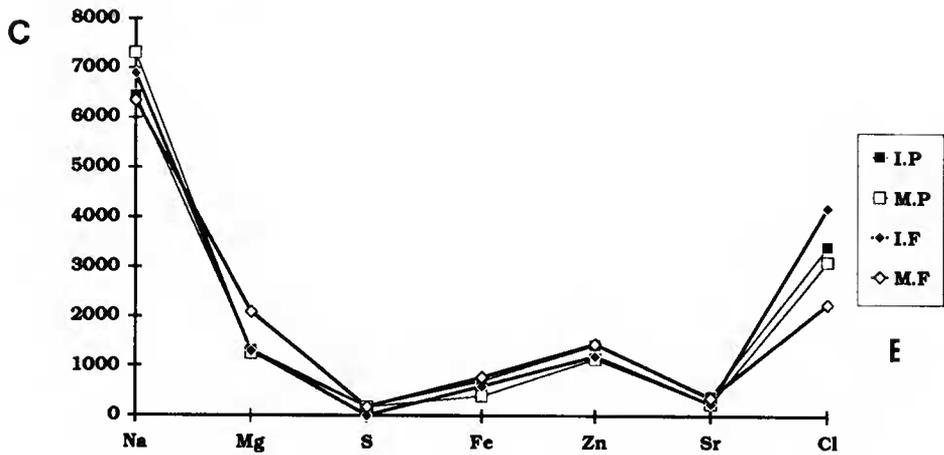
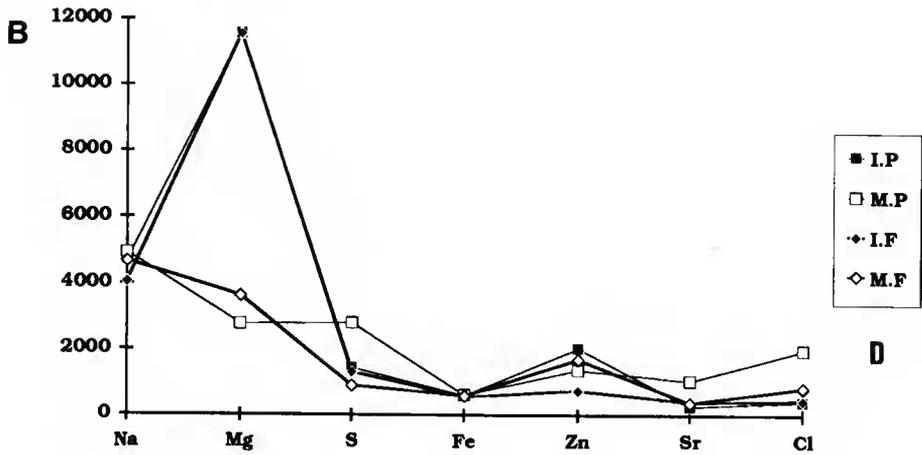
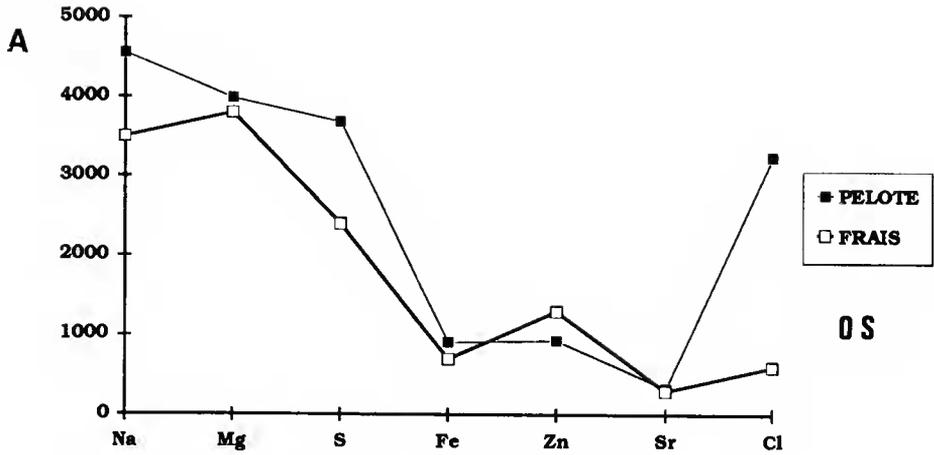


TABLEAU III. — Variation des teneurs en éléments chimiques majeurs (P, Ca) et mineurs (Na, Mg, S, Fe, Zn, Sr, Cl) des tissus osseux frais (notés FRAIS) et provenant des pelotes de rapace diurne de Tighenif (PELOTE) (en ppm).

L'os

	PELOTE	FRAIS
Na	4560	3500
Mg	3990	3800
S	3690	2400
Fe	915	700
Zn	935	1300
Sr	330	300
Cl	3250	600
P	130600	140700
Ca	238300	261100
Ca/P	1,82	1,86
Mg/P	0,031	0,027
Mg/Ca	0,017	0,015

L'émail

(I.E : émail de l'incisive; M.E : émail des molaires)

	PELOTE		FRAIS	
	I.E	M.E	I.E	M.E
Na	6460	7310	6900	6360
Mg	1325	1250	1300	2090
S	190	180	10	180
Fe	700	400	590	780
Zn	1425	1140	1200	1445
Sr	400	250	250	370
Cl	3425	3120	4200	2250
P	183010	188100	191780	186600
Ca	335120	343600	346600	342000
Ca/P	1,83	1,83	1,81	1,83
Mg/P	0,007	0,007	0,007	0,014
Mg/Ca	0,004	0,004	0,004	0,007

FIG. 2. — Variations des teneurs en éléments chimiques mineurs des restes squelettiques des pelotes de Tighenif comparées à celles des os frais (d'après DAUPHIN *et al.*, 1989) (en ppm) : A, os; B, dentine; C, émail. I.P : incisive pelote; I.F : incisive fraîche; M.P : molaire pelote; M.F : molaire fraîche.

La dentine

(I.D : dentine de l'incisive; M.D : dentine des molaires)

	PELOTE		FRAIS	
	I.D	M.D	I.D	M.D
Na	4705	4920	4050	4670
Mg	11575	2780	11550	3630
S	1445	2800	1320	905
Fe	600	610	560	590
Zn	2040	1380	750	1700
Sr	280	1050	415	380
Cl	430	1980	450	835
P	144650	138800	154545	162850
Ca	228500	238000	249200	299500
Ca/P	1,58	1,71	1,61	1,84
Mg/P	0,095	0,02	0,073	0,02
Mg/Ca	0,064	0,011	0,045	0,011

DISCUSSION

1. Comparaison avec les autres types de pelotes

Les valeurs du pourcentage de représentation ont été comparées à celles obtenues pour des rapaces nocturnes, diurnes, et pour les déjections de carnivores (ANDREWS, 1990). Le pourcentage de représentation moyen de Tighenif est proche de celui des rapaces nocturnes de taille moyenne à grande, et supérieur à celui des petites chouettes. Les valeurs obtenues à Tighenif (43,6 % ou 45,6 %) sont très légèrement supérieures à celles connues pour le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et le busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*). ANDREWS (1990) a obtenu des valeurs voisines de 38 % pour une unique collection de pelotes de faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) d'Angleterre. Par contre, ces valeurs entrent dans l'intervalle de variabilité des pourcentages de représentation des carnivores (28 à 68 % avec une moyenne de 42 %, ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983).

Les os longs sont bien représentés (65 %) avec un pic pour le tibia, ce qui était déjà le cas dans les assemblages de pelotes de rapace nocturne du Botswana (DENYS, 1985) et aussi dans les assemblages de déjections de Carnivores (ANDREWS & EVANS, 1983). Les pourcentages de représentations des os longs (PR1 et PR2) sont très nettement supérieurs à ceux des rapaces diurnes connus. Ce résultat traduit donc la plus grande résistance de certains os longs à l'attaque des sucs digestifs du falconiforme de Tighenif que de ceux des rapaces nocturnes en général. Par contre, les os comme le pelvis et la scapula, bien que représentés respectivement à 75 et 50 %, sont très altérés. Ce sont des os poreux, donc plus fragiles aux contraintes mécaniques et chimiques. Pour les mandibules, os très denses (BEHRENSMEYER, 1975), la représentation est faible à Tighenif (37,5 %); mais ces dernières sont peu fragmentées. La rareté des éléments crâniens et le faible nombre de maxillaires dans l'assemblage des pelotes de

régurgitation de Tighenif peuvent être expliquées par le mode d'ingestion des proies par les rapaces diurnes. Contrairement aux rapaces nocturnes, les rapaces diurnes ainsi que les carnivores n'avalent pas toujours leurs proies entières (du moins les plus grosses) et peuvent laisser ou casser les crânes et les extrémités des membres. Par exemple, le faucon crécerelle en Angleterre laisse dans son aire les plumes des oiseaux et des os de trop grande dimension. On peut retrouver des crânes d'oiseaux entiers. Les os longs ainsi que les petits os compacts de la main et du pied restent entiers dans les pelotes de Tighenif comme dans les pelotes de rapaces nocturnes.

On constate que l'usure des surfaces osseuses est légèrement plus importante à Tighenif que chez certaines pelotes de rapaces nocturnes, surtout en ce qui concerne les têtes osseuses. Le peu de fracturation des os longs (à part celui des os du crâne) est en deçà de ce qui était signalé pour les rapaces diurnes et les carnivores, où tous les os longs sont cassés (ANDREWS, 1990). Par contre, l'aspect anguleux, biseauté des cassures est bien différent de ce que l'on connaît chez les rapaces nocturnes (DENYS, 1985; ANDREWS, 1990). De même, la proportion des os longs est différente de celle des assemblages de rapaces diurnes (ANDREWS, 1990). Aucune des figures d'altérations observées ne correspond à celles (peu nombreuses) exposées (ANDREWS, 1990) pour le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et la buse variable (*Buteo buteo*). Les figures d'érosion y sont légèrement moins importantes. Bien que la structure de surface de l'émail et de la dentine des molaires ne paraisse que peu altérée, les molaires sont brillantes et lisses (contrairement à ce qui était signalé par MAYHEW, 1977).

Les différences observées entre tissu frais et tissu provenant de Tighenif sont dans leurs grandes lignes similaires à celles enregistrées pour d'autres collections de pelotes de rapaces nocturnes (DAUPHIN *et al.*, 1988, 1989). On enregistre cependant quelques variations locales qui peuvent être dues soit au prédateur, soit à la provenance de l'assemblage. Cependant, l'analyse de la composition chimique ne montre pas de différence majeure entre les os digérés par un rapace nocturne (pelotes de France, du Maroc et d'Olduvai) et un rapace diurne (Tighenif).

Les pelotes de Tighenif se caractérisent par rapport aux autres par un enrichissement en Cl, ce qui n'est pas forcément dû au prédateur, mais peut être lié à l'origine géographique, d'autant que chacune des collections de pelotes étudiées montrait une différence. Ainsi les pelotes du Maroc étaient enrichies en S, celles de France en Zn, celles de Tanzanie en Sr par rapport aux os frais. A Tighenif le rapport Ca/P de la dentine et surtout de l'os est affaibli plus nettement que dans les autres pelotes (DAUPHIN *et al.*, 1988). Par contre l'émail n'est pas modifié fondamentalement.

2. Problèmes méthodologiques

La comparaison des données de Tighenif par rapport aux autres assemblages de pelotes et de déjections de carnivores fait ressortir plusieurs problèmes concernant l'emploi de certains critères qualitatifs et quantitatifs.

Tout d'abord, l'augmentation des données concernant un nombre plus étendu de pelotes d'origine, de prédateurs variés laisse entrevoir une grande variabilité du pourcentage de représentation moyen. Cette variabilité est confirmée dans ce cas puisque le pourcentage calculé pour Tighenif entre à la fois dans celui des rapaces nocturnes de taille moyenne à petite et dans celui des crottes de carnivores. L'étendue de la variabilité ne sera connue que lorsque le

nombre d'échantillons observés pour chaque prédateur sera statistiquement significatif, ce qui est encore loin d'être le cas.

Les pourcentages de fragmentation, les rapports PR1 et PR2 semblent être un peu plus caractéristiques de chaque prédateur. Là encore la variabilité semble très importante et, pour les mêmes raisons indiquées plus haut, son étendue n'est pas encore connue. Le faible nombre d'éléments crâniens, de mandibules et de maxillaires pourraient caractériser les pelotes de rapaces diurnes en raison des habitudes alimentaires de ces rapaces.

Il semble exister une bonne corrélation entre les altérations de structure observées au MEB sur les tissus dentaires et leur variation de teneur en éléments mineurs. Les coupes transverses des incisives révèlent que la dentine et l'émail ont vraisemblablement été modifiés comme en témoigne le peu de figures caractéristiques de leur structure. Ce résultat corrobore celui de l'analyse à la microsonde qui montrait des différences de teneurs en certains éléments (Mg, S, Cl) entre les tissus frais (dentine, émail) et ceux provenant des pelotes de Tighenif. L'analyse à la microsonde vient donc compléter l'analyse qualitative au MEB en apportant ici des critères quantitatifs. Cependant, ces critères étant variables pour chaque tissu analysé, il conviendra d'en tenir compte pour les travaux ultérieurs. D'autre part, il semble que les altérations de composition chimique soient du même ordre, que ce soit pour les rapaces diurnes ou pour les rapaces nocturnes, et que les différences les plus marquées soient liées à l'origine géographique, au régime alimentaire plutôt qu'au prédateur. Là encore, un nombre accru de mesures est souhaitable pour estimer l'importance des paramètres géographiques et environnementaux.

L'étude de la représentation et la fragmentation des os longs de cet assemblage de Tighenif montre, une fois de plus, que certains os sont systématiquement mieux conservés que d'autres (par exemple les mandibules, les os longs...) dans les pelotes. Cette étude montre aussi que les os longs les moins fragmentés ne sont pas toujours les plus abondants. Représentation et fragmentation ne sont pas corrélées en apparence et il faut tenir compte des deux critères dans l'évaluation de l'origine de l'assemblage. La conservation différentielle n'est apparemment pas non plus directement liée aux mœurs nocturnes ou diurnes du prédateur mais à la nature propre de chaque prédateur. Ce phénomène apparemment non négligeable, jusqu'ici peu signalé, pourrait occulter les phénomènes de conservation spécifiques de chaque prédateur et fausser les interprétations. De plus, l'étude de la composition chimique des pelotes de Tighenif montre que les phénomènes de conservation différentielle existent aussi suivant le type de tissu analysé, les différences les plus marquées de composition chimique étant observées entre émail et dentine.

CONCLUSIONS

L'assemblage de pelotes de rapace diurne (falconiforme) de Tighenif montre une composition osseuse originale tant sur le plan de la représentation des os longs, que de la fragmentation, et de l'abrasion par rapport aux ensembles similaires déjà étudiés suivant la même méthode. Il vient compléter la connaissance encore trop partielle de ce type d'assemblage de rapaces diurnes.

Cependant, le pourcentage de représentation moyen, les analyses chimiques montrent que cet assemblage ne peut, dans l'état actuel des connaissances, être différencié directement sur un

critère particulier des assemblages de pelotes de rapaces nocturnes. La raison en est la grande variabilité, due à l'absence de données en nombre suffisant, des paramètres de représentation, de fragmentation, d'abrasion et des teneurs en éléments chimiques des éléments squelettiques provenant de coprocœnoses. La définition, au sens statistique du terme, de chaque paramètre quantitatif ne deviendra valide qu'après de très nombreux travaux.

Enfin, il ressort de cette étude que la confrontation des critères qualitatifs et quantitatifs est indispensable. Il n'y a pas de critère unique valable, chaque assemblage de pelotes ayant une histoire propre. Il est donc nécessaire de tenir compte de toutes les données disponibles afin de pouvoir séparer à long terme les phénomènes de conservation différentielle de ceux propres à la digestion de chaque prédateur.

Cette première confrontation des données macro- et microscopiques qualitatives et quantitatives montre que certains paramètres sont liés, mais que chaque critère apporte des indications propres. L'interprétation ultérieure des sites fossiles suivant la même méthode devra en tenir compte. Il reste beaucoup à mettre en œuvre pour dégager les lois de la conservation différentielle des éléments squelettiques et dentaires afin de mieux comprendre la formation des assemblages fossiles, notamment l'étude de la matière organique ou de la cristallographie.

Remerciements

Les clichés MEB ont été pris à Paris par C. ABRIAL et à Montpellier par M. DATAS. Je remercie Yannicke DAUPHIN pour sa lecture attentive et critique du manuscrit. Les analyses EDS ont été faites à Paris 11 (Orsay) par A. DENIS et Y. DAUPHIN. Ce travail a été financé par le contrat ATP archéométrie du CNRS, l'URA 327. Nous remercions également MM. PETTER, ERARD et J. CUISIN pour nous avoir favorisé l'accès aux collections (Lab. Mammifères et Oiseaux, MNHN).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS, P., 1990. — Owls, caves and fossils. *Br. Mus. nat. Hist. Mus. Publs.* : 1-231.
- ANDREWS, P., et E. M. NESBIT-EVANS, 1983. — Small mammals bones accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, **9** (3) : 289-307.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1975. — The taphonomy and paleoecology of plio-pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **146** : 473-578.
- BRAIN, C. K., 1981. — The hunters or the hunted? An introduction to African caves taphonomy. Univ. Chicago Press, Chicago & London, 365 p.
- CRAMP, S., 1985. — The birds of western Palearctic. Vol. IV, Strigiformes, Oxford Univ. Press, Oxford, 432-606.
- CRAMP, S., et K. E. L. SIMMONS, 1980. — The birds of the western Palearctic. Vol. II, Occipiteriformes, Falconiformes, Oxford Univ. Press, Oxford, 695 p.
- DAUPHIN, Y., DENYS, C., et A. DENIS, 1989. — Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 2. Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., **11**, section A, (1) : 253-269.

- DENYS, C., 1985. — Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 7, section A, (4) : 879-933.
- 1986. — Le gisement pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : Analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica*, Abt. A, 194 : 69-98.
- DODSON, P., et D. WEXLAR, 1979. — Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, 5 : 275-84.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., et K. M. BAUER, 1980. — Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9, Wiesbaden, Akad. Verlagsgesellschaft, Strigiformes, p. 227-629.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. BAUER et E. BEZZEL, 1971. — Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4, Frankfurt am Main, Akad. Verlagsgesellschaft, p. 711-742.
- HARTLEY, P. H. T., 1946. — The food of the kestrel in Palestine. *Ibis*, 88 : 241-242.
- HEIM DE BALSAC, H., et N. MAYAUD, 1962. — Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique. Paul Le Chevalier, Paris, 486 p.
- LEVINSON, M., 1982. — Taphonomy of microvertebrates from owl pellets to cave breccia. *Ann. Transv. Mus.*, 33 (6) : 115-120.
- MAYHEW, D. F., 1977. — Avian predators as accumulators of fossil mammals material. *Boreas*, 6 : 25-31.
- RACZYNSKY, J., et A. L. RUPRECHT, 1974. — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta ornithol.*, 14, 25-38.

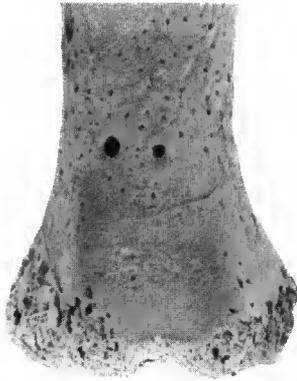
PLANCHE I

Extrémités distales et proximales de divers os longs et courts provenant des pelotes de rapace diurne de Tighenif.

- 1 — Extrémité distale de fémur d'animal jeune, non épiphysé (× 20).
- 2 — Vertèbre vue de la zone articulaire avec des perforations (× 18).
- 3 — Mandibule (× 20).
- 4 — Détail de la photo 1 (× 60) montrant les perforations à la limite entre diaphyse et région articulaire.
- 5 — Extrémité distale d'humérus (× 20) montrant également des perforations à la zone de contact entre os lamellaire et os spongieux.
- 6 — Vue d'ensemble d'un calcaneum (× 12).
- 7 — Crête de la scapula (× 180).
- 8 — Région articulaire d'astragale montrant des perforations (× 42).
- 9 — Mandibule (× 60).



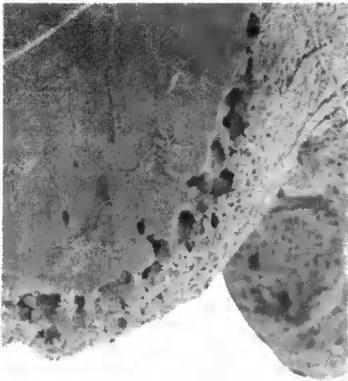
1



2



3



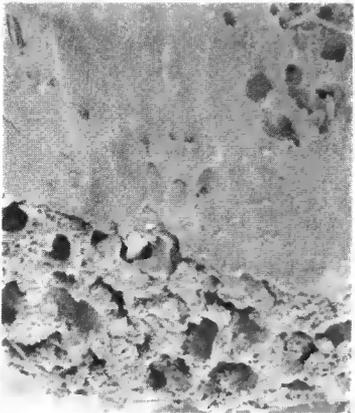
4



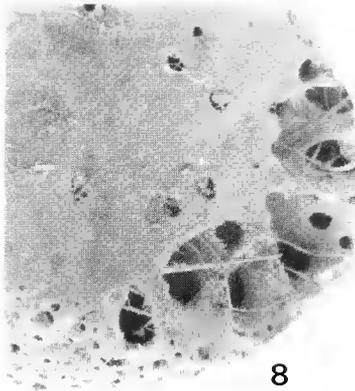
5



6



7



8



9

PLANCHE I

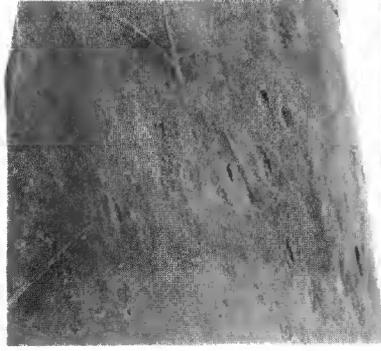
PLANCHE II

Diaphyses des os longs, surface des scapula, pelvis, mandibules des pelotes de rapace diurne de Tighenif.

- 1 — Diaphyse de fémur d'aspect lisse peu érodé ($\times 25$).
- 2 — Diaphyse d'ulna assez bien conservée ($\times 180$).
- 3 — Mandibule.
- 4 — Diaphyse d'ulna avec la structure haversienne commençant à être visible ($\times 600$).
- 5 — Détail de la diaphyse de fémur avec des craquelures dans l'os spongieux, correspondant au « splitting » d'ANDREWS (1990) ($\times 180$).
- 6 — Diaphyse de phalange, surface ondulée début d'usure de l'os spongieux ($\times 180$).
- 7 — Bord de la scapula avec des perforations ($\times 60$).
- 8 — Corps d'une vertèbre avec de fines stries parallèles ($\times 60$).
- 9 — Usure différentielle à la surface d'une phalange dans la zone de transition entre région articulaire et diaphyse ($\times 60$).



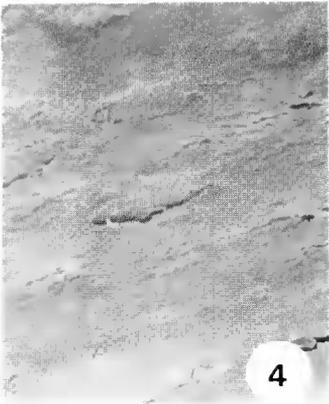
1



2



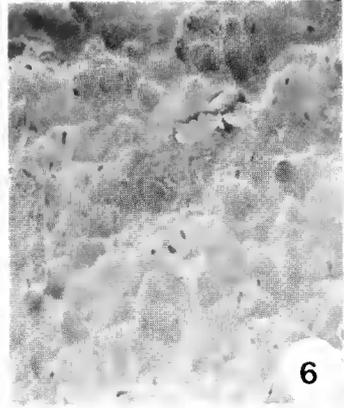
3



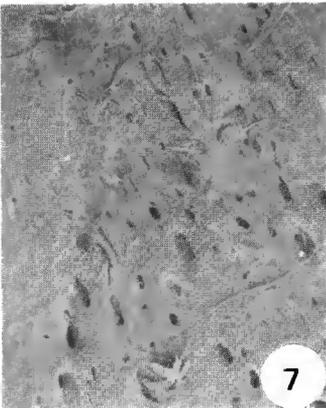
4



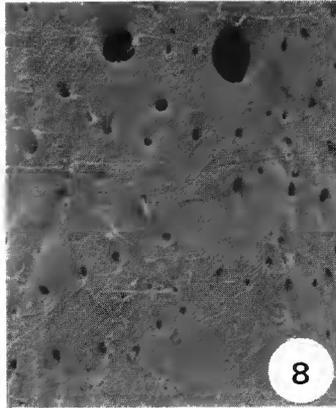
5



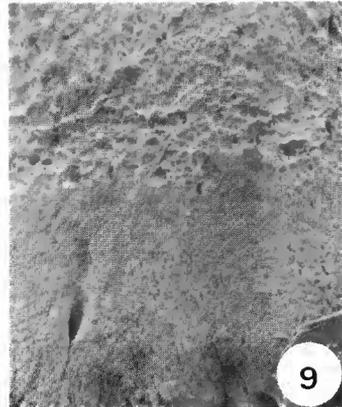
6



7



8



9

PLANCHE II

PLANCHE III

Surfaces des extrémités articulaires des os longs des pelotes de rapaces diurnes de Tighenif.

- 1 — Extrémité proximale de fémur ($\times 420$).
- 2 — Extrémité proximale d'humérus ($\times 600$); noter la présence de poils très fins englués dans les structures.
- 3 — Extrémité proximale de fémur montrant des perforations profondes ($\times 180$).
- 4 — Région articulaire d'astragale ($\times 70-80$).
- 5 — Phalange ($\times 180$) montrant des craquelures sur la face spongieuse de la zone articulaire.
- 6 — Fémur : détail de la photo 3, d'une perforation ($\times 600$).
- 7 — Zone articulaire de calcaneum ($\times 60$).
- 8 — Craquelures à la surface articulaire proximale du calcaneum ($\times 60$).
- 9 — Région articulaire distale d'une phalange montrant une structure spongieuse très rugueuse ($\times 600$).

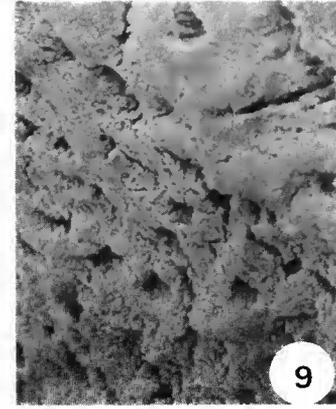
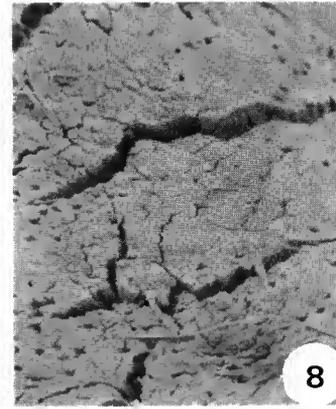
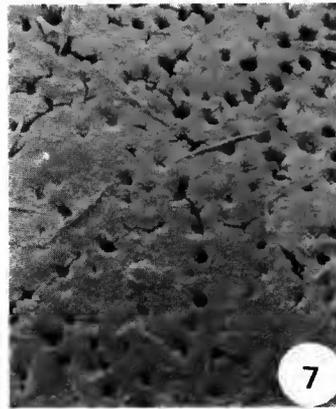
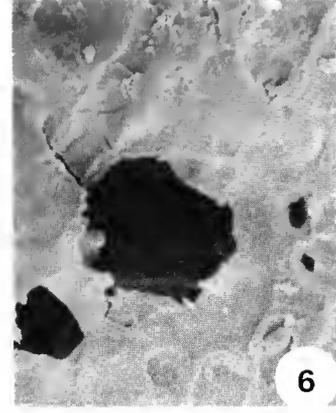
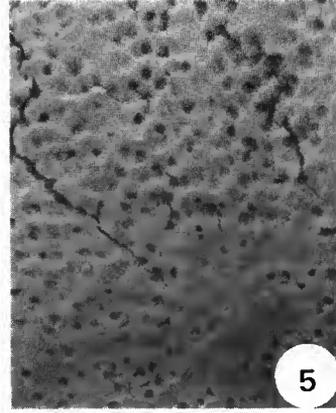
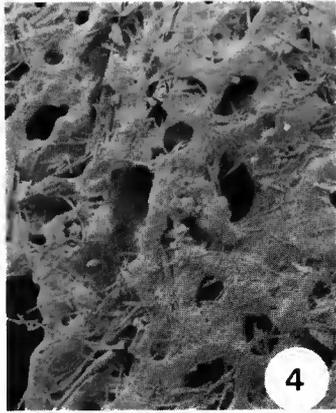
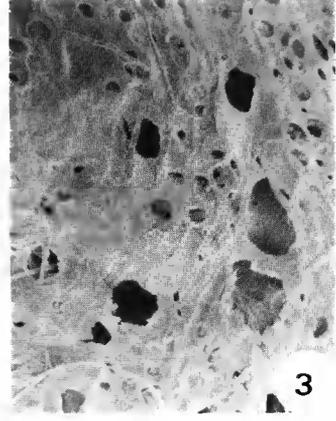
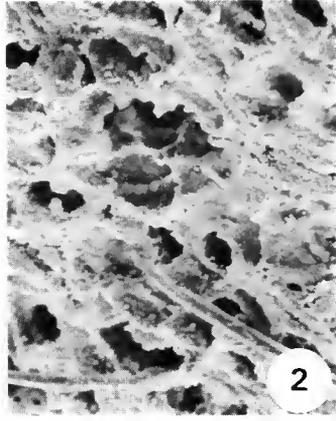
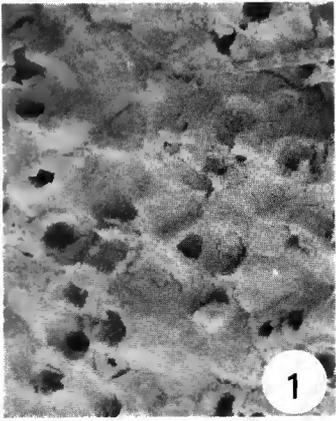


PLANCHE III

PLANCHE IV

Émail et dentine des incisives et des molaires des pelotes de rapace diurne de Tighenif.

- 1 — Coupe transverse d'une incisive; la structure dentaire n'est pas visible ($\times 100$).
- 2 — Détail de la photo précédente; on ne distingue pas les prismes d'émail ($\times 500$).
- 3 — Détail de la surface d'une molaire de *Mus* à la jonction émail, dentine; noter l'aspect lisse ($\times 480$).
- 4 — Dentine d'une incisive (coupe transverse) ($\times 105$).
- 5 — Dentine d'une incisive (coupe transverse) ($\times 112$).
- 6 — Émail d'une incisive. Les prismes sont conservés (coupe transverse) ($\times 900$).
- 7 — Surface de l'incisive; à la transition dentine-émail on trouve des traces de microorganismes ($\times 105$).
- 8 — Détail de la photo précédente ($\times 5000$).



1



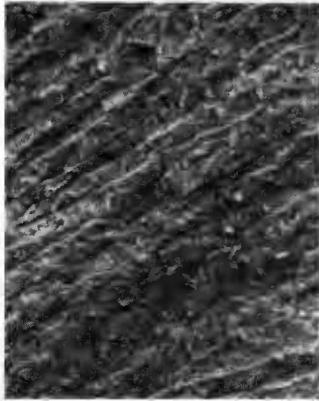
2



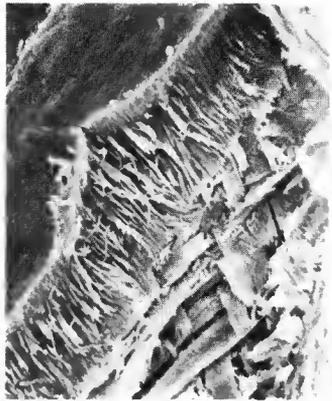
3



4



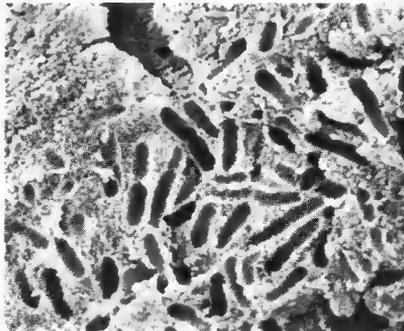
5



6



7



8